

**La forme mâle atypique du Copépode ascidicole
Notodelphyidae *Pachypygus gibber* (Thorell, 1859) :
description et synonymie avec *Agnathaner minutus* Canu, 1891**

par Régine HIPEAU-JACQUOTTE *

Résumé. — *P. gibber* est une espèce gonochorique remarquable par l'existence de deux formes sexuelles mâles, qualifiées l'une de typique, l'autre d'atypique ; leur apparition dépend de l'état physiologique de l'hôte, en particulier de son âge. Ce travail comprend la description morphologique détaillée du mâle atypique et sa comparaison avec le mâle typique ; les différences observées ont des répercussions sur la mobilité et l'aptitude à nager, l'alimentation et le comportement nutritionnel, ainsi que sur la capacité d'infester un nouvel hôte (présence, uniquement chez le mâle atypique, de pores céphaliques à distribution et structure très originales). Il y a synonymie du mâle atypique de *P. gibber* avec le Notodelphyidae *Agnathaner minutus* et mise en question de la validité du genre *Agnathaner*. Réflexions sur l'avantage sélectif représenté par un tel modèle biologique dans le parasitisme.

Abstract. — *Pachypygus gibber* is a gonochoric species noticeable because of two male sexual forms ; one of them is called typical and the other atypical. Their occurrence depends on the host's physiological state, particularly on its age. This work includes the accurate morphological description of the atypical male and a comparison with the typical male ; the differences which have been noticed are related to the mobility and the swimming ability, the feeding and the nutritional behaviour, as well as with the capacity to infest a new host (presence, only in the atypical male of cephalical pores the distribution and structure of which are very peculiar). *P. gibber* is synonym with *Agnathaner minutus* the validity of which must be questioned. Considerations on the selective advantage of such a biological model in parasitism are developed.

INTRODUCTION

Jusqu'en 1978, *Pachypygus gibber* était considéré comme une espèce gonochorique classique dont les formes reproductrices typiques de l'espèce, mâle et femelle, sont bien connues depuis les travaux de CANU (1892) et HIPEAU-JACQUOTTE (1978 a). Or, la découverte, chez cette espèce (HIPEAU-JACQUOTTE, 1978 b), d'une deuxième forme sexuelle mâle qualifiée d'atypique, remet en question les phénomènes de la sexualité de ce Copépode, avec, en particulier, l'influence déterminante de l'état physiologique de l'hôte, *Ciona intestinalis* L., sur la morphogenèse et la différenciation sexuelle de son associé (HIPEAU-JACQUOTTE, 1978 c). Elle nécessite également une mise au point de nomenclature systématique, le mâle

* Station marine d'Endoume, Laboratoire associé au CNRS. n° 41, rue de la Batterie-des-Lions, 13007, Marseille. France.

atypique de *P. gibber* semblant en effet correspondre au genre *Agnathaner* fondé par CANU en 1891 et plus précisément à l'espèce *A. minutus* imparfaitement décrite par CANU en 1892.

Le matériel étudié ici provient en grande partie soit des très jeunes ciones peuplant naturellement le Vicux-Port de Marseille (côte méditerranéenne de France), soit d'infestations expérimentales de jeunes ciones réalisées au laboratoire et dont la méthodologie a déjà été exposée (HIPEAU-JACQUOTTE, 1978 c). Une autre partie du matériel étudié a été récoltée dans l'Ascidie coloniale *Polyclinum aurantium* Milne-Edwards, 1841, de Saint-Vaast-la-Hougue (côte de la Manche, France). D'autre part, les collections du genre *Agnathaner* du Musée d'Oslo et du British Museum de Londres ont été examinées à titre de comparaison.

Les trois formes sexuelles de *P. gibber* ont été déposées au Muséum national d'Histoire naturelle (Zoologie, Arthropodes) sous le n° MNHN CP 23, au British Museum sous les n°s 1979. 1022-1026 et au Musée d'Oslo sous les n°s F. 18657a et F 18657b.

I. DESCRIPTION DU MÂLE ATYPIQUE DE *Pachypygus gibber* DE MÉDITERRANÉE

Dans la présente description, la terminologie morphologique employée correspond à celle utilisée pour les formes typiques (HIPEAU-JACQUOTTE, 1978 a).

La taille du corps (soies furcales exclues) varie de 0,76 à 1 mm. Sa couleur, sur le vivant, est rouge vif.

Le corps est composé du céphalothorax (céphalosome et métasome à quatre segments), de l'urosome à cinq segments et du segment anal porteur d'une furca (fig. 1, 5a). Grâce et élancé, le corps est géniculé dorsalement au niveau de l'articulation du céphalothorax sur l'urosome ; le céphalothorax, ovalaire, est aplati dorso-ventralement alors que l'urosome, étroit, est cylindrique. La limite entre le céphalosome et le premier segment du métasome, visible dorsalement, ne l'est plus ventralement (fig. 2c). Selon la position de l'animal et son état de contraction, ce premier segment peut être plus ou moins recouvert dorsalement par le céphalosome. Le bord postérieur de chacun des trois derniers articles du métasome ainsi que des articles de l'urosome se termine latéralement par une petite épine (fig. 1c) ; cette paire d'épines existe également, quoique peu développée, sur le segment anal.

La musculature, aussi bien du corps que des appendices natatoires, est très développée.

Le segment génital est remarquablement allongé et renflé par une paire de spermatophores auxquels aboutissent les canaux déférents issus d'un testicule impair dorsal situé au niveau de la limite céphalosome/premier segment métasomien (fig. 1, 5a).

Les branches furcales sont munies d'une soie externe, d'une sétule dorsale et de quatre soies terminales pennées dont la plus longue est la soie interne centrale. Sa longueur est de l'ordre de 2,5 fois celle de la branche furcale (fig. 1c).

Le rostre, rabattu ventralement, est de forme triangulaire, bordé d'un rebord plus épais de cuticule (fig. 5b).

L'antenne antérieure, 12-articulée, compte au total quarante-huit soies. Trois aesthètes sont disposés respectivement sur les articles n°s 8-11 et 12. Cet appendice présente une courbure au niveau du troisième article et des suivants ; le onzième article est légèrement géniculé sur le dixième (fig. 2a).

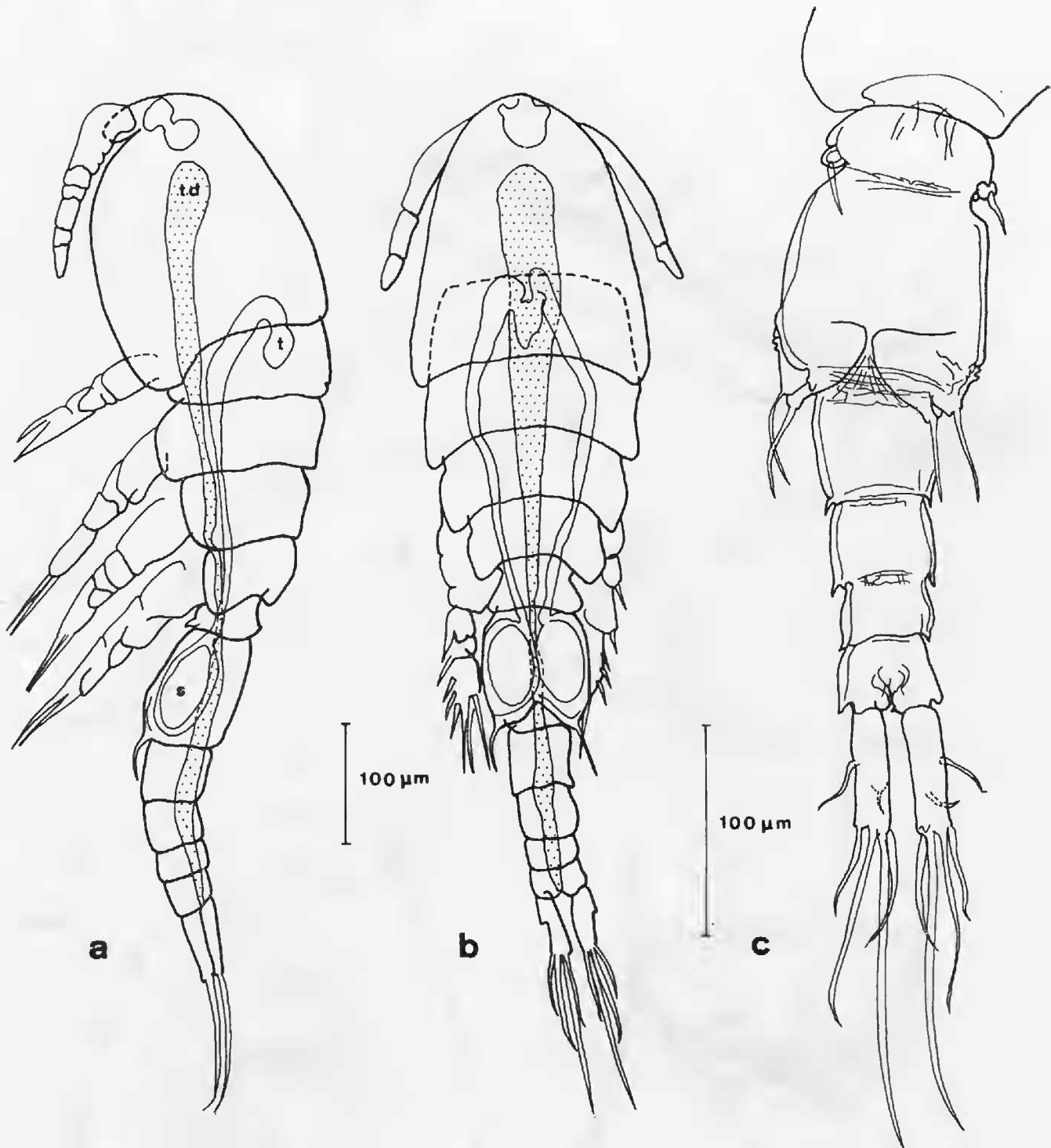


FIG. 1. — Mâle atypique de *Pachypygus gibber* : a, vue de profil (td : tube digestif ; t : testicule ; s : spermatophore) ; b, vue dorsale ; c, vue ventrale de l'urosome et du segment anal.

L'antenne postérieure, 3-articulée, est ornée de la façon suivante : une soie distale sur le premier article ; une petite soie proximale et un groupe médian de trois soies (dont une sétule) sur le bord interne du troisième article. L'ornementation apicale comporte, outre le crochet interne, trois longues soies et deux plus courtes. Le deuxième article est inerme (fig. 2b).

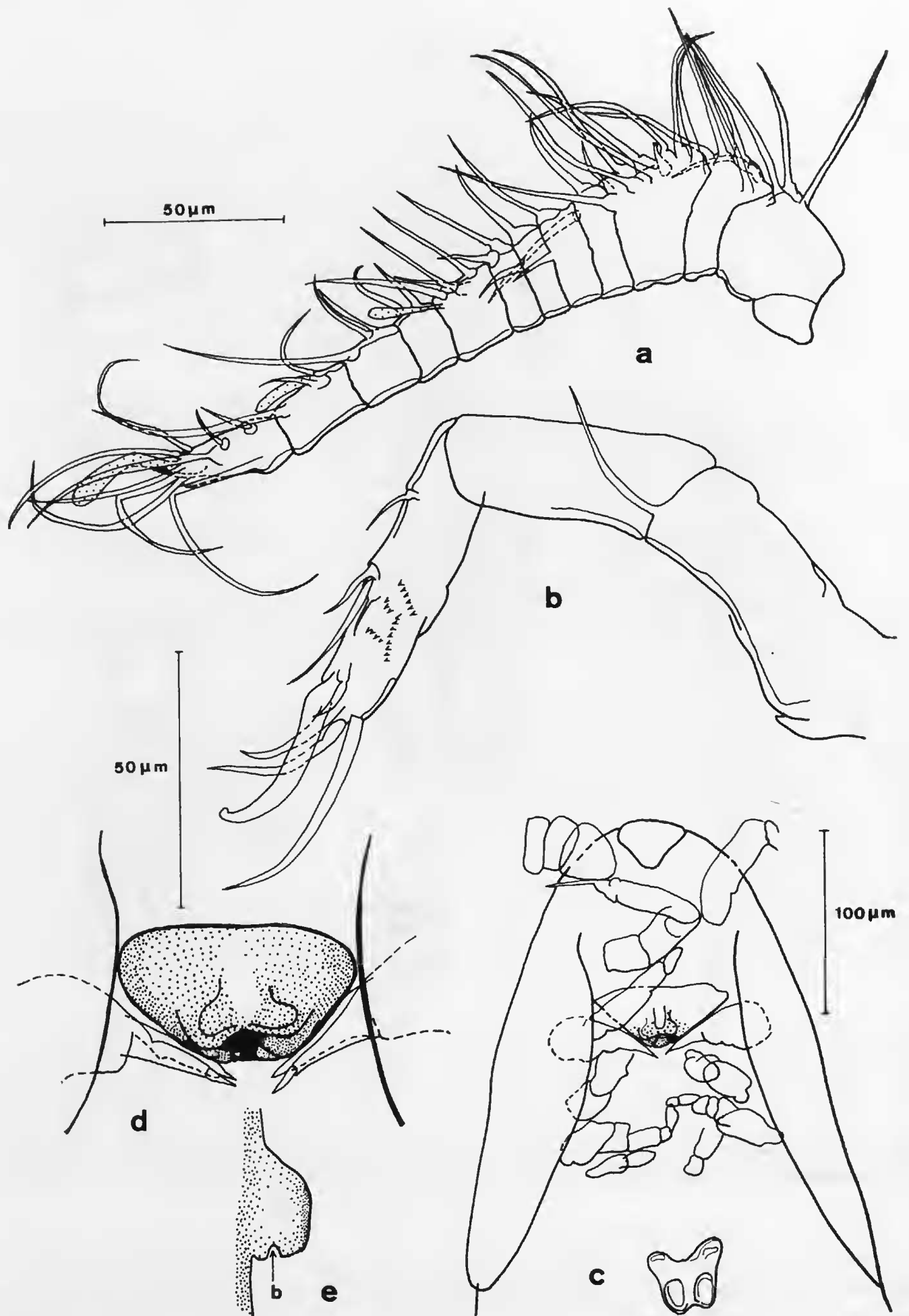


FIG. 2. — Mâle atypique de *Pachypygus gibber* : a, antenne antérieure ; b, antenne postérieure ; c, vue ventrale du céphalosome avec la position des appendices céphaliques ; noter la position de la plaque sternale des P1 et l'absence de limite entre le céphalosome et le premier segment métasomien ; d, vue ventrale du bulbe buccal ; noter la position de la lame masticatrice de la mandibule plus dorsale que le bulbe lui-même ; e, schéma de profil du bulbe buccal avec emplacement de la bouche (b).

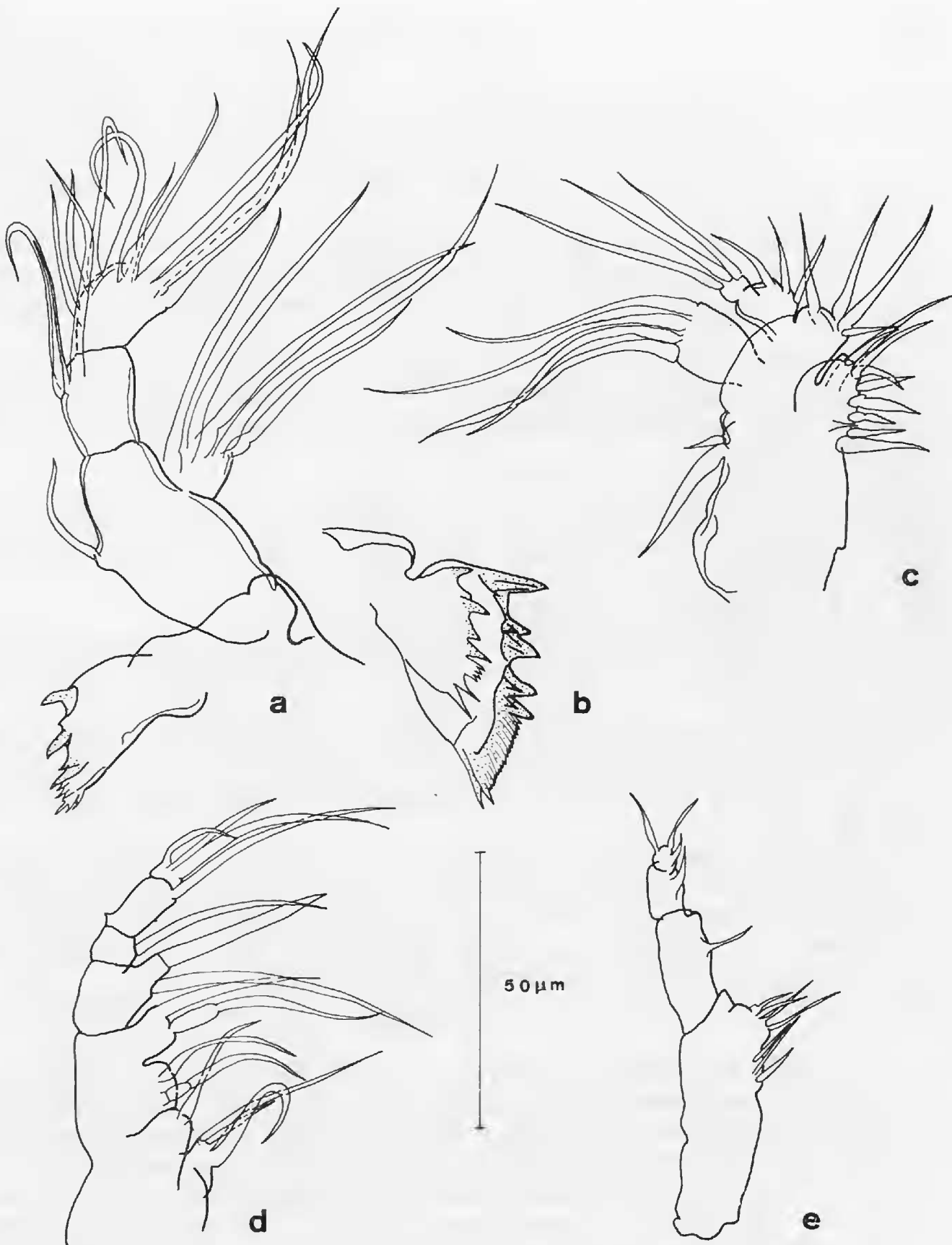


FIG. 3. — Mâle atypique de *Pachypygus gibber* : a, mandibule ; b, lame masticatrice de la mandibule d'un copépodite 5 prêt à muer ; on distingue la lame beaucoup plus réduite du futur copépodite 6 ; c, maxille antérieure ; d, maxille postérieure ; e, maxillipède.

La zone buccale, en arrière des antennes postérieures, est marquée par une protubérance médio-ventrale, formant une sorte de bulbe saillant, avec une carène médiane antérieure qui disparaît postérieurement, au moment où le bulbe s'arrondit pour rejoindre le niveau initial du tégument ventral. La bouche est située au fond d'un petit entonnoir, sous l'extrémité postérieure convexe du bulbe (fig. 2c, d, e). Du fait, d'une part, de la réduction à la fois de la taille de la lame masticatrice de la mandibule et de ses dents et, d'autre part, de sa situation trop dorsale, les structures masticatrices de cette lame n'atteignent pas la bouche proprement dite.

La mandibule est biramée (fig. 3a, b). La lame masticatrice du coxopodite est réduite par rapport au reste de l'appendice ; ses dents sont minces et peu chitinisées. Il est intéressant de comparer cette structure, afin d'observer sa réduction, à celle du stade antérieur, le copépodite 5.

La maxille antérieure est biramée. Le coxopodite comporte un lobe principal avec huit soies et une sétule, un lobe secondaire inerme et un épipodite avec une soie et une sétule. Le bord distal du basipodite porte quatre soies. L'exopodite a quatre soies et l'endopodite six soies (fig. 3c).

La maxille postérieure est 5-articulée (fig. 3d).

Le maxillipède est 3-articulé. Les soies de cet appendice sont grêles et réparties de la façon suivante : sept soies en deux groupes au premier article, une soie au deuxième et quatre soies au troisième (fig. 3e).

Les soies de ces pièces buccales sont toutes plumeuses.

Les quatre paires de pattes thoraciques sont biramées, chaque rame étant 3-articulée (fig. 4a à d). Elles sont remarquables par leur musculature très importante, surtout dans le coxo- et le basipodite.

Les P5 portées par le premier segment urosomien sont biarticulées. Les deux articles se terminent distalement chacun par une longue soie ; ces soies ont une direction divergente, vers l'axe médian du corps pour celle du second article, vers l'extérieur pour celle du premier article (fig. 4e).

Les P6 sont formées d'un lobe avec deux soies. Ce lobe, qui est un repli lamellaire de la cuticule du segment génital, recouvre l'orifice génital d'où sort le spermatophore. L'observation à un fort grossissement de la cuticule externe de ces lobes met en évidence la présence de rangées de spinules et de papilles, qui jouent sans doute un rôle dans les phénomènes liés à la reproduction, copulation en particulier (fig. 4f, 5c et d).

Les soies des P1 à P6 sont pennées, ce qui n'est pas figuré dans les dessins correspondants.

Enfin, dans cette description, il me paraît nécessaire d'insister sur un fait original déjà signalé et illustré précédemment (HIPEAU-JACQUOTTE, 1978 *b*). Il consiste dans la présence à la surface du céphalosome d'un grand nombre de pores, distribués uniformément, sauf le long du rebord latéro-ventral des replis pleuraux, où ils sont regroupés en une dizaine d'îlots de chaque côté. Ces pores sont bordés d'une collerette caractéristique, qui se retrouve également dans les pores du rebord pleural proprement dit ; à cet endroit, les collerettes sont plus hautes, anastomosées d'un pore à l'autre, offrant un aspect réticulé. Ces collerettes, de nature cuticulaire, sont en relation avec les cellules sous-jacentes. L'étude approfondie de leur structure est en cours (fig. 6a).

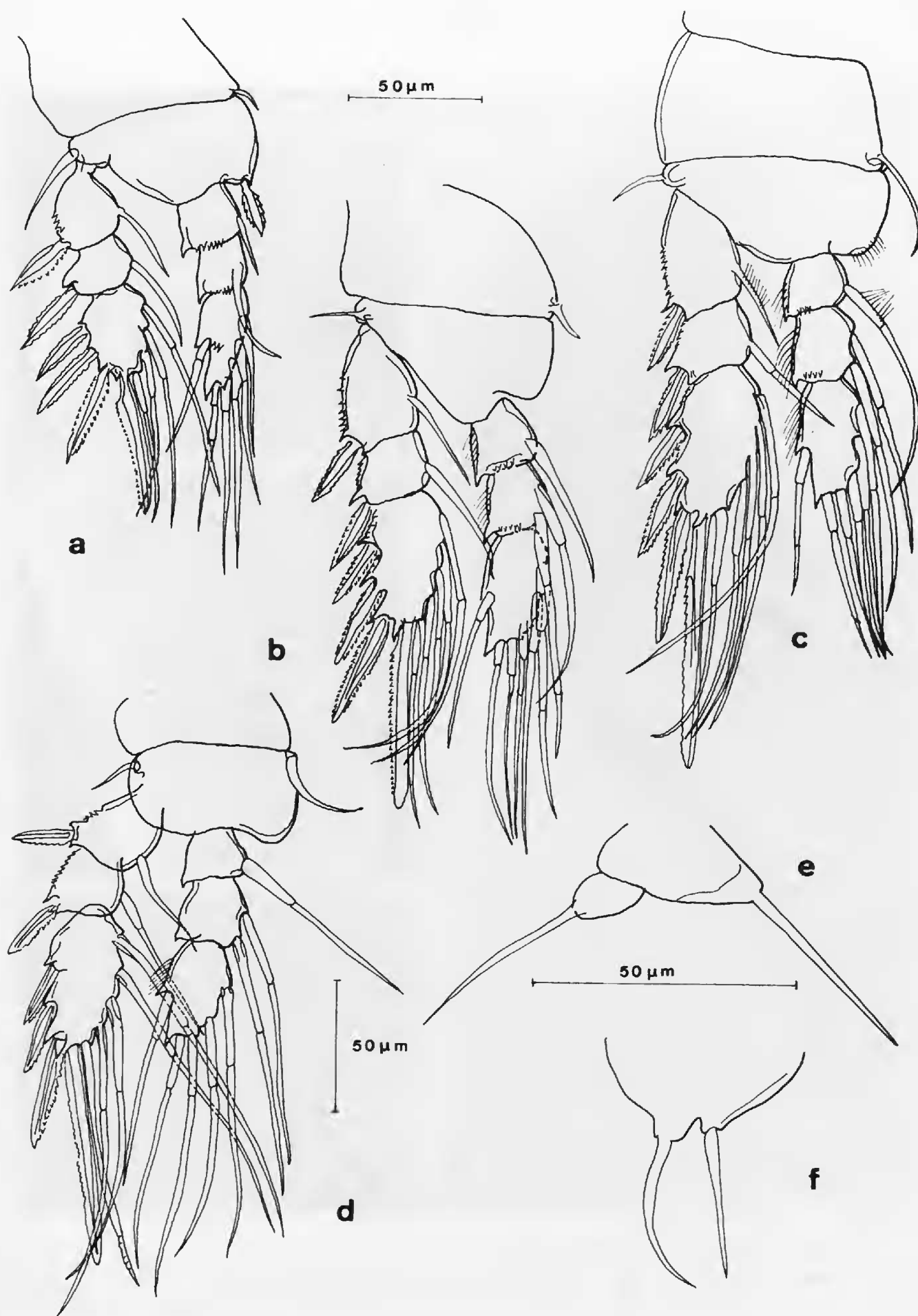


FIG. 4. — Mâle atypique de *Pachypygus gibber* : a, P1 ; b, P2 ; c, P3 ; d, P4 ; e, P5 ; f, P6.

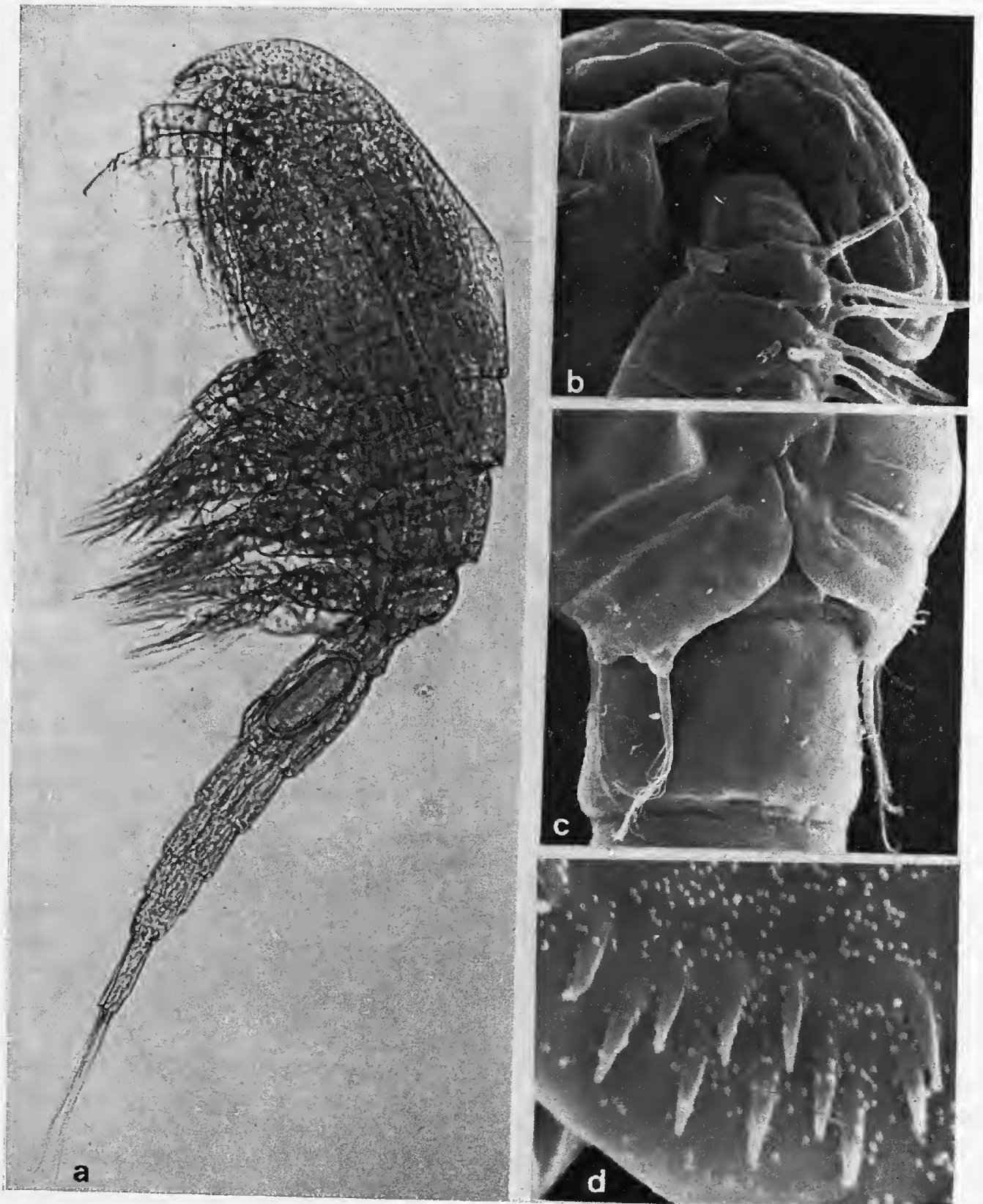


FIG. 5. — Mâle atypique de *Pachypygus gibber* : a, mâle atypique provenant de *Polyclinum aurantium* de Saint-Vaast-la-Hougue ($\times 140$) ; b, céphalosome antérieur de profil avec rostre et antenne antérieure ($\times 600$) ; c, segment génital recouvert par les P6 ($\times 560$) ; d : ornementation du lobe de sP6 ($\times 9\,400$).

II. COMPARAISON DU MÂLE ATYPIQUE AVEC LE MÂLE TYPIQUE DE *P. gibber*

Cette comparaison ne sera pas faite de manière exhaustive dans ce travail ; il suffit de se rapporter à la description précise du mâle typique (HIPEAU-JACQUOTTE, 1978 *a*) pour une étude comparative plus poussée. Le tableau I illustre les différences morphologiques les plus importantes entre les deux mâles. Ces différences font apparaître un certain nombre de caractères liés au mode de vie particulier de chaque type de mâles et qui concernent, pour l'essentiel : la mobilité et l'aptitude à nager, le comportement nutritionnel et l'alimentation, la capacité d'infester un nouvel hôte à laquelle est liée une des phases de la reproduction, celle relative à la fertilisation de la femelle.

Il est nécessaire de rappeler ici le comportement particulier du mâle atypique venant d'effectuer sa dernière mue de copépodite 5 en copépodite 6, dans le pharynx de la jeune cione-hôte. Jusqu'à cette mue, l'animal occupe une position toujours identique : il repose sur le fond de la branchie, transversalement par rapport à l'axe antéro-postérieur de la cione. Selon sa propre taille et celle de la cione, l'abdomen peut s'enfoncer plus ou moins ou pas du tout dans l'œsophage ; selon ces fluctuations de taille, le céphalosome de l'animal est plus ou moins proche de l'endostyle, de la zone sous-endostyloire ou de la gouttière rétro-pharyngienne (fig. 6d). Après cette dernière mue, l'animal s'agite et sort de l'hôte par le siphon inhalant.

La musculature, à la fois du corps, des pattes nageuses et de la furca, en même temps que l'allongement des pattes nageuses permettent alors une propulsion rapide et efficace (en particulier, battements rythmiques de l'urosome sur le céphalothorax). Chez le mâle typique sédentaire, la faiblesse de la musculature, le raccourcissement des pattes nageuses ainsi que l'absence de furca (remplacée par des crochets, fig. 6c), entraînent une incapacité à nager et permettent seulement de lents déplacements de reptation sur le substrat.

La position du mâle atypique dans l'hôte indique clairement que la nutrition ne se fait pas aux dépens du filament de mucus dorsal, comme c'est le cas chez le mâle typique, mais à partir de la zone ventrale postérieure. La réduction des pièces buccales, aussi bien en nombre (pas de labre, pas de paragnathes) qu'en structure (épaisseur, nombre de soies) et efficacité (rôle masticateur et dilacérateur de la mandibule peu important), indique également un mode d'alimentation différent de celui du mâle typique. L'existence, chez l'atypique, d'une bouche à l'extrémité postérieure d'un bulbe saillant, avec un œsophage antérieur à paroi plissée, dilaté antérieurement puis rétréci, sur lequel s'insèrent des muscles éleveurs et abaisseurs importants, est l'indice d'une morphologie fonctionnelle de pompe aspirante.

Lorsque le mâle atypique arrive à l'état adulte et quitte son hôte (jeune cione), il mène une vie planctonique. Afin d'assurer sa fonction principale, celle de la reproduction, il est nécessaire pour ce mâle d'infester un hôte hébergeant une femelle. Il paraît donc obligatoire que ce mâle possède un équipement sensoriel assez perfectionné pour capter et reconnaître le message issu du complexe hôte-femelle. Les pores céphaliques si particuliers, apanage exclusif du mâle atypique, pourraient avoir ce rôle.

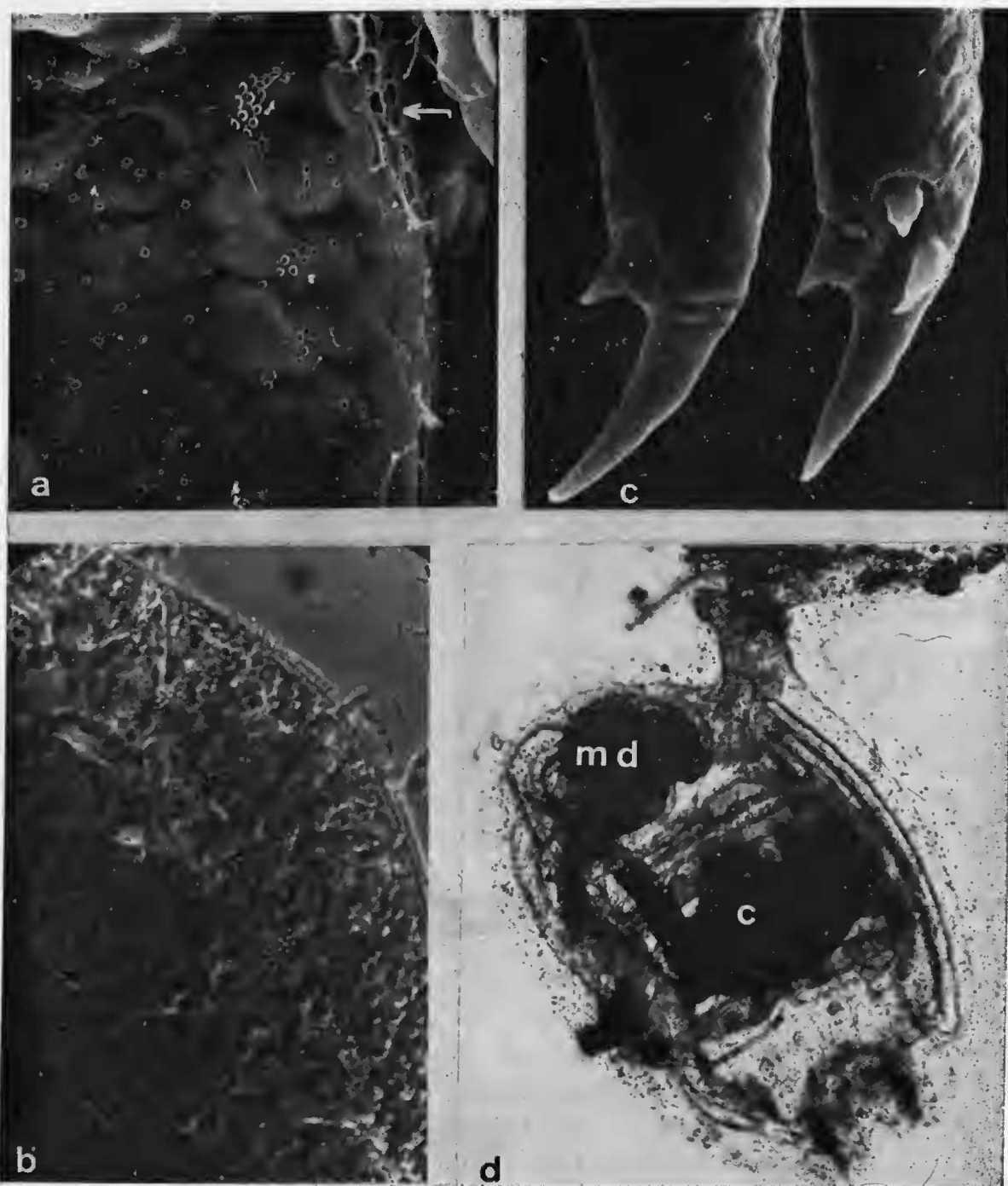


FIG. 6. — a, repli ventral du céphalosome du mâle atypique de *Pachypygus gibber* : pores, groupes de pores, réseau anastomosé (flèche) ($\times 800$) ; b, repli ventral du céphalosome de l'exemplaire d'*Agnathaner typicus* de Sars ; seuls les groupes de pores sont bien visibles ; on devine les autres pores et le réseau anastomosé ($\times 380$) ; c, crochets caudaux de la forme typique de *P. gibber* ($\times 400$) ; d, un copépodite 5 atypique de *P. gibber*, en place dans une petite cione : urosome dans l'œsophage, tête vers l'endostyle (md : masse digestive ; c, copéode) ($\times 56$).

TABLEAU I. — Principaux caractères du dimorphisme entre mâle typique et mâle atypique de *Pachypygus gibber*.

	MÂLE TYPIQUE	MÂLE ATYPIQUE
Pigmentation	apigmenté	rouge vif
Taille du corps	1,6 à 2,5 mm	0,76 à 1 mm
Forme du corps	recourbé, incurvé ventralement, épais; céphalothorax arrondi	cylopoïde, élancé; céphalothorax aplati dorso-ventralement
Replis pleuraux du céphalosome	pas de pores à collerette	nombreux pores à collerette, groupés le long d'une ligne latéro-ventrale; collerettes anastomosées sur le rebord pleural
Extrémité postérieure du corps	crochets caudaux; segment anal avec 5 spinules sur chaque projection latérale	rames furcales avec de longues soies pennées
Ornementation du métasome et de l'urosome	inerte	1 paire d'épines postéro-latérales sur chaque segment (sauf premier segment métasonien)
Musculature	peu importante	très développée (corps et pattes nageuses)
Antennes	trapues et épaisses	longues et minces
Antenne antérieure	8-articulée (43 soies, 3 protubérances sur le 2 ^e article, 3 aesthètes)	12-articulée (48 soies, 3 aesthètes)
Antenne postérieure		
article 1	inerte	1 soie médiane
article 2	1 sétule médiane	inerte
article 3, apex	1 crochet fortement chitinisé et 4 courtes soies	1 crochet peu chitinisé, 3 longues soies et 2 plus courtes
Région buccale	bouche au fond d'un atrium déprimé, limité antérieurement par le labre, postérieurement par les paragnathes et latéralement par la lame masticatrice de la mandibule	bouche à l'extrémité postérieure d'un bulbe saillant; pas de labre; pas de paragnathes; lame masticatrice n'atteint pas la bouche proprement dite (trop courte et trop dorsale)
Pièces buccales	trapues, épaisses avec des soies rigides	longues, minces avec des soies flexibles et moins nombreuses que chez le mâle typique
Labre	trilobé, pileux et épineux	pas de labre

MÂLE TYPIQUE

MÂLE ATYPIQUE

Mandibule		
lame masticatrice	dents fortement chitinisées	dents réduites (nombre et épaisseur)
endopodite		
article 1	4 soies	3 soies
article 2	10 soies	9 soies
Paragnathe	lobe pileux avec 1 forte dent apicale	pas de paragnathe
Maxille antérieure		
coxopodite, lobe principal	1 protubérance pileuse, 10 soies	8 soies, 1 sétule
endopodite	7 soies	6 soies
Maxille postérieure		
article 1, 1 ^{er} lobe	4 soies	3 soies
4 ^e lobe	2 soies, 1 sétule	2 soies
article 2	3 soies dont 1 très épaisse, en forme de crochet	2 soies dont 1 relativement forte
article 5	4 soies	3 soies
Maxillipède, article 1	9 soies (groupe proximal de 4, distal de 5)	7 soies (groupe proximal de 3, distal de 4)
Pattes thoraciques	limbe et épines épais et spinuleux ; soies rigides à leur base	allongement relatif des rames, épines et soies ; limbe et épines moins épais et spinuleux ainsi que soies moins rigides et plus nombreuses que chez le mâle typique
P2, exopodite		
article 3, bord interne	3 à 4 courtes soies	4 longues soies
P3, exopodite		
article 2, bord interne	1 sétule	1 soie
article 3, bord interne	3 à 4 sétules	4 longues soies
bord terminal	1 épine, 1 sétule	1 épine, 1 longue soie
P4, exopodite		
article 1, bord interne	0	1 soie
article 2, bord interne	1 sétule	1 soie
article 3, bord interne	2 à 4 sétules	4 longues soies
bord terminal	1 épine, 1 sétule	1 épine, 1 longue soie
P5		soies relativement plus longues que chez le mâle typique
article 1	rectangulaire (grand axe transversal)	ovale (grand axe transversal)
article 2	rectangulaire (grand axe longitudinal), spinules sur bord externe, 1 soie distale externe, 1 courte soie proximale interne	réduit, 1 soie distale externe
P6	lobe avec 3 soies distales	lobe avec 2 soies distales

III. AFFINITÉS DU MÂLE ATYPIQUE DE *Pachypygus* AVEC *Agnathaner*

En 1891, CANU signale des côtes françaises de la Manche (Boulonnais) un nouveau genre de Notodelphyidae, *Agnathaner*, avec deux espèces : *A. typicus* et *A. minutus*, qui sont représentées uniquement par des mâles adultes, très rares. *A. typicus* a été récolté dans des exemplaires du Styelidae *Dendrodoa grossularia* et *A. minutus* dans un seul cormus de l'ascidie coloniale Polyclinidae *Polyclinum aurantium*.

SARS (1921) retrouve dans un dragage de la côte ouest de Suède un mâle qu'il attribue à *A. typicus* ; GURNEY, en 1930, dans la région de Plymouth Sound, récolte un mâle d'*A. typicus*. HAMOND (1968) récolte dans un dragage des côtes anglaises de mer du Nord (Norfolk) un mâle pour lequel il crée une troisième espèce du genre *Agnathaner*, *A. free-mani*.

La comparaison de la forme mâle atypique de *Pachypygus gibber* avec les exemplaires de SARS, GURNEY et HAMOND a pu être faite ; celle avec les types de CANU est malheureusement impossible, ces types ayant disparu pendant la dernière guerre.

Comparaison entre la description d'Agnathaner minutus de Canu et la forme mâle atypique de P. gibber

Les différences morphologiques entre les deux formes concernent, pour l'essentiel, l'antenne antérieure, les pièces buccales et la première paire de pattes natatoires.

L'antenne antérieure, 9-articulée pour CANU, est 12-articulée ici. La mandibule décrite par CANU a moins de soies et un coxopodite plus réduit (simple pointe) que celle décrite ici. Il faut disséquer l'appendice pour l'examiner dans sa totalité, car le coxopodite, subissant une torsion par rapport au reste de l'appendice, a son extrémité plus dorsale que le plan général ventral. Le lobe masticateur du coxopodite de la maxille antérieure est moins réduit (en taille aussi bien qu'en nombre de dents) que celui figuré par CANU. Les maxilles postérieures et les maxillipèdes seraient, d'après CANU, réduits à deux moignons tuberculiformes inermes ; or ici, ces deux paires d'appendices sont allongés, avec plusieurs articles porteurs de soies.

La seule patte natatoire figurée par CANU est celle de la première paire, à laquelle manquent, par rapport à celle du mâle atypique de *P. gibber*, une soie au bord interne du coxopodite, une soie au bord interne du premier article et une épine au bord externe du troisième article de l'exopodite.

Les différences observées entre la description succincte d'*Agnathaner minutus* par CANU et celle plus précise du mâle atypique étudié dans ce travail peuvent provenir d'un certain nombre de circonstances : le peu d'exemplaires récoltés par CANU, leur petite taille rendant les dissections difficiles et aléatoires, la qualité limitée de l'optique de l'époque et des dessins en découlant... De plus, sauf pour le premier péréiopode, les quelques dessins donnés par CANU sont ceux des appendices en place. Or, il faut bien reconnaître qu'il est très difficile de distinguer sûrement la forme, la structure et la sétation de ces appendices dans de telles conditions d'observation.

SARS (1921) avait déjà mis l'accent sur les différences observées entre le seul exemplaire d'*A. typicus* en sa possession et la description du type d'*A. typicus* de CANU. Malgré ces différences, il n'avait aucun doute sur l'identité des deux formes. Pour lever ces incertitudes,

il paraissait judicieux de retrouver ces mâles à la fois dans le même hôte et dans la même région que ceux prospectés par CANU. Or, l'examen de plusieurs cormus de *Polyclinum aurantium* de Saint-Vaast-la-Hougue (collection C. MONNIOT) a permis de retrouver les différents stades du développement atypique, en tous points semblables à ceux de Méditerranée (fig. 5a). On peut donc établir avec certitude la synonymie du mâle atypique de *P. gibber* avec *Agnathaner minutus*.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Le dimorphisme sexuel est de règle chez les Notodelphyidae, où beaucoup d'espèces ne sont connues actuellement que par une seule forme sexuelle, qui est généralement la forme femelle. Il est assez surprenant qu'une espèce gonochorique « sans histoire » comme *P. gibber* puisse présenter un phénomène aussi curieux et aussi nouveau que l'existence de deux formes sexuelles mâles aussi différenciées. Or, l'existence dans le « genre » *Agnathaner* de deux autres espèces, semble bien être la preuve qu'il existe, au moins pour des espèces atlantiques européennes, des phénomènes semblables, déjà soupçonnés par H. J. STOCK (*in* HAMOND, 1968 : 57, et communication personnelle). L'exemple rapporté par DUDLEY (1966) pour une espèce américaine du Nord Pacifique, de la même famille, *Doropygus seclusus*, où il y aurait deux types de mâles, semble également relever d'un même mécanisme. Enfin, MONNIOT (1963) décrit un nouveau genre monospécifique de Notodelphyidae *Kystodelphys drachi*, enkysté sur les sinus branchiaux de l'ascidic *Microcosmus savignyi* de Méditerranée qui présente un certain nombre de caractères communs avec *Agnathaner*. Le caractère particulier signalé par CANU pour ses deux espèces d'*Agnathaner* et consistant dans la présence de pores sur les replis pleuraux céphaliques, n'est pas signalé par SARS ; mais l'examen de sa propre préparation m'a permis de retrouver ces pores qui, comme chez le mâle atypique de *Pachypygus gibber*, sont groupés le long d'une ligne latéro-ventrale et présentent une collerette formant réseau au niveau du rebord ventral proprement dit (fig. 6b). En fait, CANU parle « d'une quantité considérable d'orifices punctiformes garnis d'une petite soie tactile ». Il semble fort probable que CANU ait pris pour une soie tactile la projection de la structure en collerette.

Pour la troisième espèce d'*Agnathaner*, *A. freemani*, HAMOND (1968) ne signale pas l'existence des pores céphaliques. L'observation de son holotype ne m'a pas permis d'établir l'existence ou non de ces pores ; en effet, sur sa préparation faite après dissection, il n'y a plus trace de la cuticule du céphalosome.

Enfin, MONNIOT note la présence, sur les faces latérales et ventrales des replis pleuraux de *Kystodelphys drachi*, de « petites perforations très denses laissant passer de fines soies sensibles » ; à première vue, ces pores paraissent bien être homologues des pores céphaliques à collerette des mâles atypiques de *P. gibber*.

La présence des pores céphaliques serait donc un caractère constant des mâles atypiques de Notodelphyidae. Il est tentant de penser au rôle sensoriel de ces pores, capteurs d'un message chimique issu du complexe femelle fécondable et sédentaire + hôte.

OISHI et ILLG (1977) ont signalé, chez des espèces de Copépodes ascidicoles du genre *Haplostoma*, deux types de mâles : nageurs et rampants. Bien qu'il n'y ait aucune certitude

de l'appartenance de ces mâles dimorphiques à une même espèce, on peut néanmoins supporter l'existence de phénomènes parallèles chez d'autres Copépodes ascidicoles.

L'hypothèse de HAMOND (1973) à propos de sa forme Haplostome A, comme étant peut-être la femelle d'*Agnathaner*, doit être maintenant écartée définitivement.

L'hypothèse de CANU à propos de la classification phylogénétique des Copépodes, faisant d'*Agnathaner* le trait d'union entre les formes normales gnathostomes (tel *Pachypygus*) et les formes dégradées siphonostomes, est évidemment infirmée par l'exemple étudié dans ce travail.

Il y aurait, chez les Copépodes Notodelphyidae ascidicoles, trois modèles biologiques possibles, ayant peut-être entre eux une relation phylogénétique.

Dans le premier, le plus simple, du type *Notodelphys*, le mâle et la femelle peu dégradés par la vie parasitaire ont conservé des caractères de nageurs. Ils sont capables de reprendre pendant un certain temps une vie libre avant de rejoindre un autre hôte.

Dans le deuxième, à une femelle sédentaire incapable de nager, correspondrait un mâle mobile (*Scolecodes huntsmani* par exemple).

Le troisième modèle, plus évolué, correspondrait aux phénomène décrit chez *Pachypygus gibber* et fortement soupçonné chez *Doropygus seclusus* ; on peut supposer sa généralisation à d'autres espèces de *Pachypygus* (quatre espèces autres que *P. gibber*, d'après GOTTO, 1975), ainsi qu'à d'autres espèces de *Doropygus*. Ce dernier modèle paraît être le plus intéressant au point de vue sélectif, puisqu'il offre à une femelle sédentaire deux modes de fécondation, l'un par un mâle sédentaire, l'autre par un mâle vagile à développement rapide. Ce dispositif offre quelque analogie avec l'existence, chez certains Crustacés parasites, à côté d'individus hermaphrodites, de mâles nains dits « complémentaires ».

Remerciements

Je tiens à remercier tout particulièrement le Dr G. A. BOXSHALL du British Museum (Natural History) de Londres pour l'envoi des spécimens de GURNEY et R. HAMOND, ainsi que le Dr M. E. CHRISTIANSEN du Zoologisk Museum d'Oslo pour l'envoi du spécimen de G. O. SARS.

Je remercie également le Dr C. MONNIOT qui m'a donné plusieurs spécimens de sa collection de *Polyclinum aurantium* de Saint-Vaast-la-Hougue et un spécimen de *Kystodelphys drachi*.

Les clichés de microscopie à balayage ont été réalisés au Laboratoire d'Évolution des Êtres organisés (Paris) ; j'adresse mes remerciements à M^{me} D. GUILLAUMIN, responsable de ce service.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- CANU, E., 1891. — Les copépodes marins du Boulonnais : V. Les semi-parasites. *Bull. scient. Fr. Belg.*, **23** : 467-487.
- 1892. — Les copépodes du Boulonnais : morphologie, embryologie, taxonomie. *Trav. Stat. zool. Wimereux*, **6** : 1-354.
- DUDLEY, P., 1966. — Development and Systematics of some Pacific marine symbiotic Copepods. *Univ. Wash. Publs Biol.*, University of Washington Press, Seattle and London, **21** : 1-282.
- GOTTO, R. V., 1975. — Some new notodelphyid copepods from Australia. *Bull. zool. Mus. Amsterdam*, **4** (19) : 165-177.

- HAMOND, R., 1968. — Some marine Copepods (Misophrioida, Cyclopoida and Notodelphyoida) from Norfolk, Great Britain. *Crustaceana*, Suppl. 1 : 37-60.
- 1973. — The marine and brackish-water Copepods of Norfolk : Calanoida, Misophrioida, Cyclopoida, Monstrilloida, Notodelphyoida and *incertae sedis*. *Cah. Biol. mar.*, **14** : 335-360.
- HIPEAU-JACQUOTTE, R., 1978 a. — Développement post-embryonnaire du Copépode ascidicole Notodelphyidae *Pachypygus gibber* (Thorell, 1859). *Crustaceana*, **34** (2) : 155-194.
- 1978 b. — Existence de deux formes sexuelles mâles chez le Copépode ascidicole Notodelphyidae *Pachypygus gibber* (Thorell, 1859). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **287** : 253-256.
- 1978 c. — Relation entre âge de l'hôte et type de développement chez un Copépode ascidicole Notodelphyidae. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **287** : 1207-1210.
- MONNIOT, C., 1963. — *Kystodelphys drachi* n. g. n. sp., Copépode enkysté dans une branchie d'Ascidie. *Vie Milieu*, **14** (2) : 263-273.
- OISHI, S., et P. L. ILLG, 1977. — Haplostominae (Copepoda, Cyclopoida) associated with compound Ascidiaceans from the San Juan Archipelago and vicinity. Special Publ. Seto mar. biol. Lab., sér. V : 1-154.
- SARS, G. O., 1921. — An account of the Crustacea of Norway with short descriptions and figures of all the species. 8. Copepoda Monstrilloida and Notodelphyoida. Bergen, Bergen Museum, 91 p.

Manuscrit déposé le 12 novembre 1979.